Vestnik zoologii **31** (4): 55–61

УДК 594.1

РАЗМНОЖЕНИЕ МОЛЛЮСКОВ РОДА *UNIO* (BIVALVIA, UNIONIDAE) В ЦЕНТРАЛЬНОМ ПОЛЕСЬЕ

Л. Н. Янович

Житомирский пединститут, ул. Б. Бердичевская, 44, 262002 Житомир, Украина

Получено 17 марта 1997

Розмноження молюсків роду *Unio* (Bivalvia, Unionidae) у Центральному Поліссі. Янович Л. М. — В умовах Центрального Полісся досліджено репродуктивні цикли двох видів роду *Unio*, котрі належать до двох підродів — *Tumidusiana* з *U.* (*T.*) *conus borysthenicus* та *Unio* s. str. з *U.* (*U.*) *rostratus rostratus* та *U.* (*U.*) *rostratus gentilis*. Матеріал збирали протягом року в двох біотопах на р. Тетерів, які відрізняються за особливостями гідрологічного режиму. Встановлено залежність між строками початку нересту та температурним режимом водойми. Виявлено відмінності у протіканні нульової (післянерестової) стадії зрілості гонад у підродах *Unio* та *Tumidusiana*.
Ключові слова: репродуктивні цикли, *Unio*, Центральне Полісся, Україна.

Reproduction of the *Unio* Shells (Bivalvia, Unionidae) in Central Polesye Area (Ukraine). Yanovitsh L. N. — Reproductive cycle of two *Unio* species belonging to two subgenera (*Tumidusiana* with *U.* (*T.*) *conus borysthenicus* and *Unio* s. str. with *U.* (*U.*) *rostratus rostratus* and *U.* (*U.*) *rostratus gentilis*) are studied. A relation between spawn beginning time and water body temperature. Differences in zeroth (post spawn) gonades maturity process in *Unio* and *Tumidusiana* are established.
Key words: reproductive cycles, *Unio*, Central Polesye area, Ukraine.

Популяции перловицевых (Unionidae) на Центральнром Полесье нередко отличаются довольно высокими значениями численности и плотности населения и играют значительную роль в круговороте веществ и энергии в водных экосистемах. В связи с этим является целесообразным всестороннее изучение этих животных и, в первую очередь, их биологии. Тем не менее до настоящего времени половые циклы перловицевых Украины остаются почти не изученными, а в литературе имеются только скудные отрывочные сведения по этому вопросу (Иванчик, 1967–1970; Стадниченко, 1984). Первые результаты исследований репродуктивных циклов этих моллюсков в Украинском Полесье уже опубликованы нами (Янович, Стадниченко, 1996). В настоящем сообщении приводятся данные по ряду других таксонов, представленных в фауне этого региона.

Материал и методика. Три вида рода *Unio* (*U. conus borysthenicus* Kobelt, 879; *U. rostratus rostratus* (Lamarck, 1819); *U. r. gentilis* Haas, 1911) исследовались в течение года (с августа 1995 по август 1996 г.) в двух биотопах на р. Тетерев (Житомирская обл.) у сел Тетеревка и Бондарцы.

Первый из этих биотопов характеризуется скоростью течения около 0,1 м/с, галечными с небольшим наилком донными отложениями и отсутствием растительности. Моллюски были сосредоточены на глубине 0,7–1,5 м. В этом биотопе обнаружены *U. conus, U. r. rostratus, U. r. gentilis, Colletopterum piscinale falcatum* (Drouet, 1881) . Общая плотность поселения моллюсков 10–12 экз/м^2.

Второй биотоп расположен на участке, где Тетерев перегорожен двумя плотинами, расположенными на небольшом расстоянии друг от друга. Он характеризуется почти полным отсутствием течения, небольшой глубиной (в месте сбора материала — 30–50 см) и хорошей прогреваемостью воды. Преобладают глинисто-илистые донные отложения. Моллюски сосредоточены в основном среди зарослей водных макрофитов. Здесь обитают *U. r. rostratus* и *C. piscinale*, общая плотность их поселения составляет 40–50 экз/м^2.

Моллюсков вскрывали по общепринятой методике (Жадин, 1938). Состояние их гонад оценивали по шкале зрелости, предложенной А. А. Львовой и Г. Е. Макаровой (1990). Всего исследовано 608 животных. Их пол определяли на гистопрепаратах тканей гонад. Последние фиксировали 4%-ным нейтральным формалином. Срезы окрашивали гематоксилин-эозином.

Результаты исследования. Исследования временных и постоянных гистологических препаратов гонад *U. conus* из окр. с. Тетеревка показали, что I стадия зрелости гонад (начало гаметогенеза) у этого моллюска наступает к средине февраля (рис. 1). В это время стенки гонад утолщены за счет сильного разрастания герминативного эпителия. В самом начале марта гонада переходит во II стадию зрелости — активный гаметогенез. Ооциты массово вступают в стадию роста. Они располагаются вдоль стенок ацинусов, соединяясь с ними широким основанием. По мере роста ооциты приобретают грушевидную форму и выходят в просвет ацинусов. Стенки последних сильно истончаются, хотя сами ацинусы при этом увеличиваются в размерах. В начале апреля гонада вступает в III стадию (преднерестовую). Ооциты, диаметр которых в 10–15 раз превышает таковой оогониев, лежат в просвете ацинусов, соединяясь с их стенкой тонкой цитоплазматической ножкой. Перед нерестом ацинусы достигают своих максимальных размеров. В это время они плотно прилегают друг к другу. В самом начале мая начинается нерест (рис. 2). К средине месяца число "беременных" самок становится 100%-ным и остается на этом уровне почти до средины июня. В этот период в марсу-

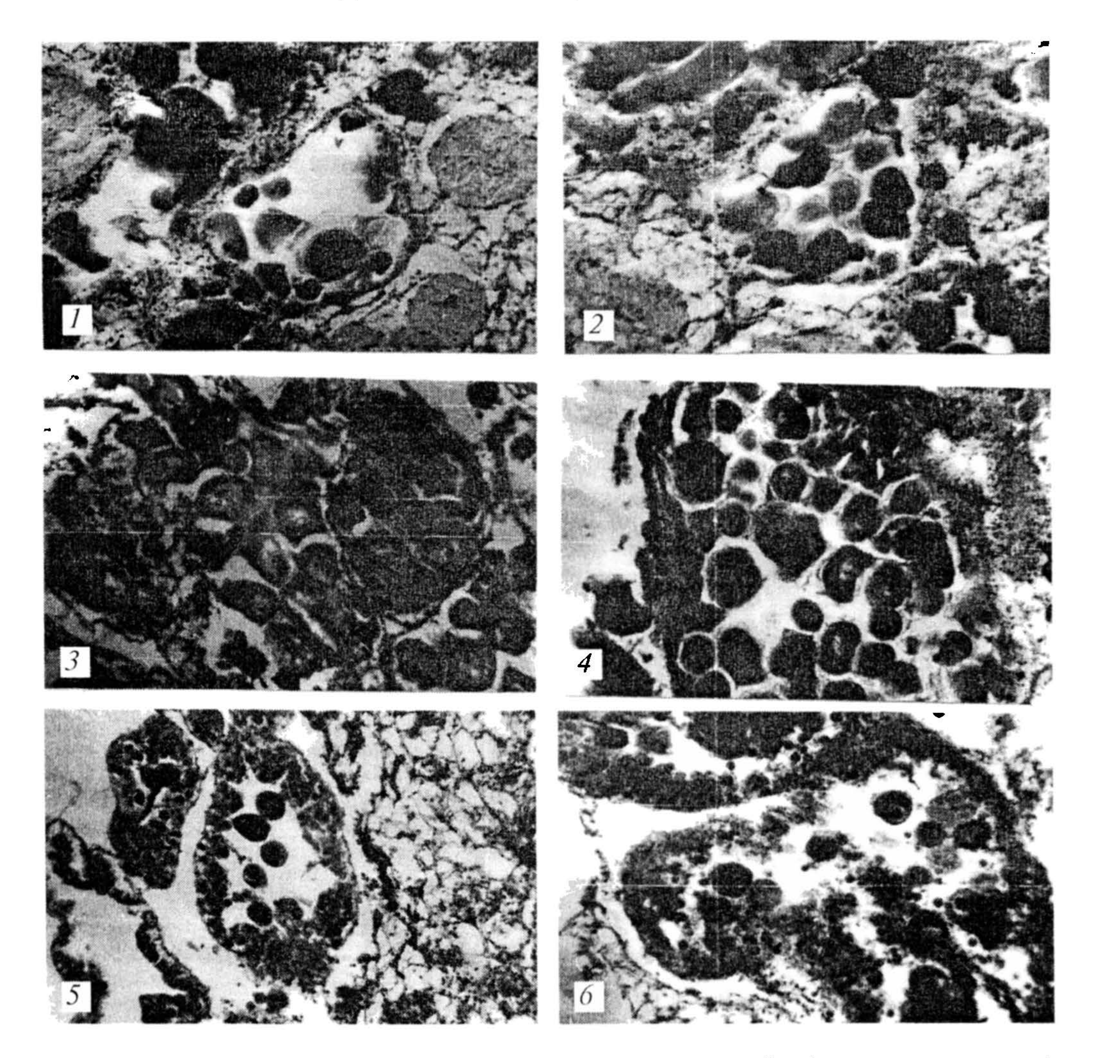


Рис. 1. Стадии зрелости гонад самки *U. conus borysthenicus*: *1–4* — I–IV; *5* — нулевая (август); *6* — нулевая (октябрь) (× 200).

Fig. 1. Gonad maturity stages in *U. conus borysthenicus* female: *1–4* – I–IV; *5* – zeroth (August); *6* – zeroth (October) (× 200).

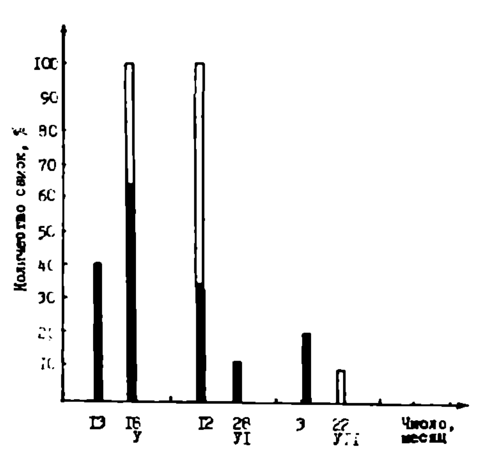


Рис. 2. Количество "беременных" самок в популяции *U. (T.) conus borysthenicus* (р. Тетерев, с. Тетеревка). Стадии развития глохидиев в жабрах: *1* — стадии формирования зародыша; *2* — стадии дифференциации органов глохидия.

Fig. 2. Number of "gravid" females in an *U. (T.) conus borysthenicus* population (river Teterev, village Teterevka). Glochidia development stages in gills: *1* – embryonic development stages; *2* – glochidium organs differentiation stages.

пиях моллюсков обнаруживаются и только что отложенные яйца, и зрелые сформированные глохидии. По всей видимости, в это время начинают неруститься моллюски , мигрировавшие с глубин на мелководья и не принимавшие участия в 1-м нересте, а также некоторая часть тех животных, которые начали 2-й нерест. В начале июля у 20% самок регистрируется новый пик жаберной "беременности". В конце июля "беременные" самки уже не обнаруживаются. Гонада их переходит в нулевую (посленерестовую) стадию. Их ацинусы спадаются и окружаются скоплениями амебоцитов. Впоследствии амебоциты проникают внутрь ацинусов, где быстро резорбируют и фагоцитируют оставшиеся невыметанными половые продукты. В самом начале августа ацинусы оказываются опустошенными, и только вдоль их стенок кое-где наблюдается небольшое количество мелких половых клеток. В таком состоянии гонада остается до весны.

Изменения, происходящие в гонадах самок, синхронны тем изменениям, которые происходят в гонадах самцов. Интересно, что у самцов наряду с типичными половыми клетками в ацинусах круглогодично обнаруживаются многоклеточные шары, количество которых резко уменьшается только в период нереста. Подобное явление у перловицевых отмечено ранее (Строганова, 1963) и названо атипичным сперматогенезом. Мы, однако, склонны считать, что многоклеточные шары — это делящиеся и еще не полностью отделившиеся друг от друга сперматогонии. В пользу этого предположения говорит тот факт, что максимальное количество многоклеточных шаров зарегистрировано нами в самом начале сперматогенеза, то есть тогда, когда происходит резкое увеличение числа половых клеток. Наличие этих шаров и на других стадиях сперматогенеза можно объяснить порционностью размножения перловиц и асинхронностью созревания половых продуктов (по мере вымета их образуются все новые и новые порции).

Подрод *Unio*. *U. rostratus* представлен в сборах из с. Тетеревка двумя подвидами: *U. r. rostratus* и *U. r. gentilis*, процессы созревания половых клеток у которых осуществляются синхронно. В I стадию зрелости гонада этих моллюсков вступает к средине февраля (рис. 3). В это время в ацинусах все еще встречаются не резорбированные полностью половые клетки, однако в поле зрения много и пустых оболочек, оставшихся от ооцитов, из которых уже вылилось или все еще продолжает выливаться их содержимое. На этом фоне начинается возобновление процессов гаметогенеза. В начале марта у этих моллюсков отмечается II стадия зрелости гонад, продолжительность которой составляет около месяца. В начале апреля гонада переходит в III стадию зрелости, а в начале мая начинается нерест, и III стадия зрелости гонад сменяется IV (нерестовой).

У *U. r. gentilis* в средине мая немногим более чем у 70% самок наблюдается жаберная "беременность" (рис. 4). Количество таких самок продолжает неуклонно расти, достигая к началу июня 100%-ного значения (за счет 1-х и

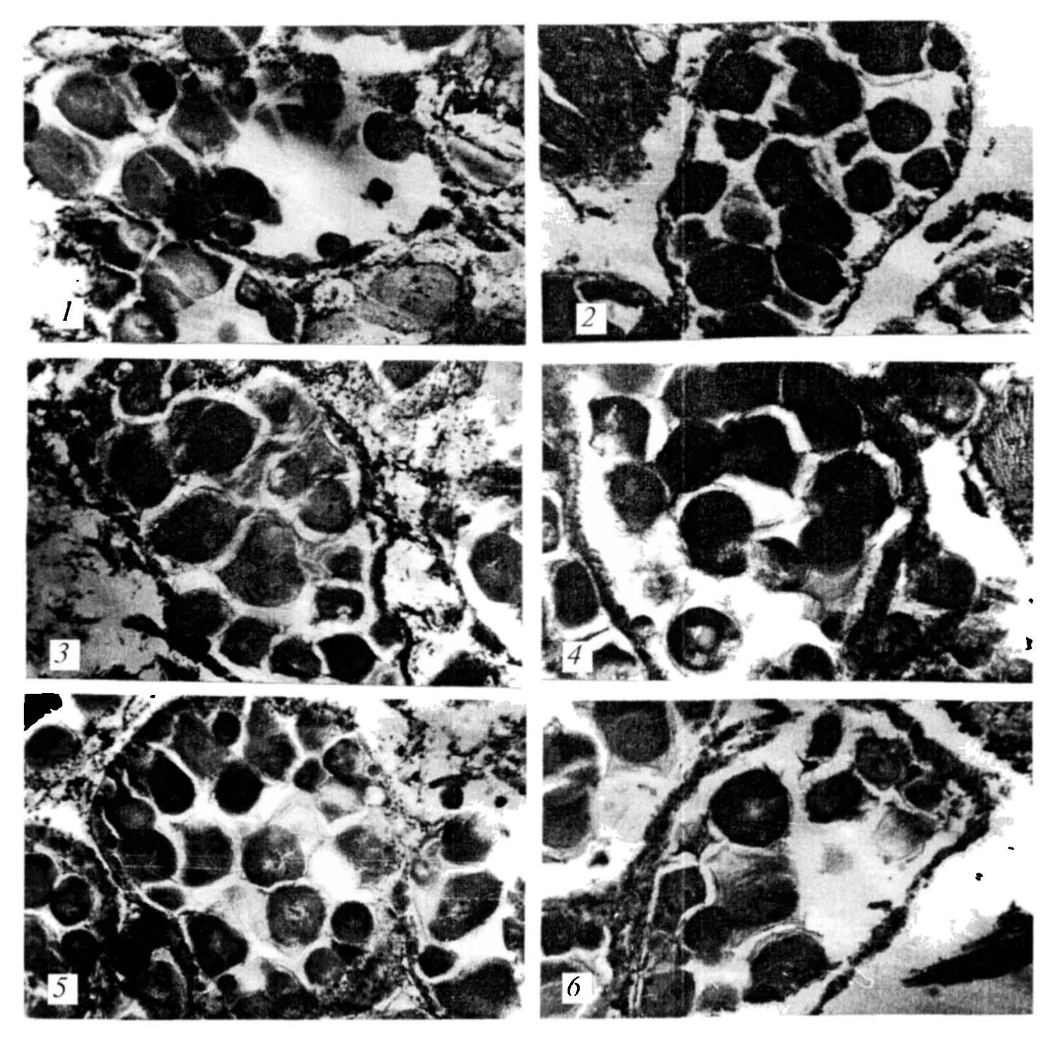


Рис. 3. Стадии зрелости гонад самок *U. rostratus*: *1–4* – I–IV; *5* – нулевая (август); *6* – нулевая (октябрь) (× 200).

Fig. 3. Gonad maturity stages in *U. rostratus* female: *1–4* – I–IV; *5* – zeroth (August); *6* zeroth (October) (× 200).

2-х яйцекладок). В начале июля вновь возрастает количество "беременных" самок, которые составляют теперь всего лишь около 40% от общего числа самок в популяции. В это время продолжаются 2-е, а у некоторых особей — 3-и яйцекладки. К концу месяца нерест заканчивается.

У *U. r. rostratus* начало нереста является более дружным. В средине мая жаберная "беременность" за счет 1-й яйцекладки регистрируется у 100% самок (рис. 5), к началу июня количество таких животных составляет около 50% (1-я и 2-я яйцекладки), а к началу июля — всего лишь 10% (2-я, возможно, также 3-я яйцекладки). К концу июня "беременные" особи уже не выявляются. Гонада самок переходит в посленерестовую стадию зрелости. У видов подрода *Unio* она протекает весьма своеобразно. Из-за асинхронности гаметогенеза после окончания нереста происходит дозревание невыметанных ооцитов. Гонада вновь заполняется половыми продуктами, но выбоя их не происходит, и ооциты постепенно резорбируютоя. Процесс этот весьма прдолжительный: всю осень и почти всю зиму в гонадах выявляются в большом количестве крупные ооциты, которые постепенно резорбируются. Новые же половые клетки в этот период не образуются.

Аналогичные стадии проходит в своем развитии и гонада самцов. Сроки наступления и завершения у них этих стадий совпадают с таковыми у самок. Как и у *U. conus*, в гонадах самцов *U. rostratus* круглогодично выявляются многоклеточные шары.

Такое своеобразие нулевой стадии зрелости гонад у видов подрода *Unio* существенно отличает их от моллюсков подрода *Tumidusiana*, у которых гонада опустошается уже в августе.

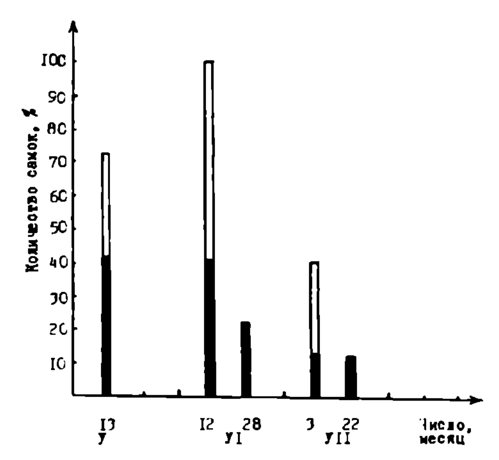


Рис. 4. Количество "беременных" самок в популяции *U. rostratus gentilis* (р. Тетерев, с.Тетеревка). Стадии развития глохидиев в жабрах: обозначения как на рис. 2.

Fig. 4. Number of "gravid" females in an *U. rostratus gentilis* population (river Teterev, village Teterevka). Glochidia development stages in gills as designated on fig. 2.

В бондарцовской популяции *U. r. rostratus* (второй биотоп), где весной в результате небольшой глубины и слабой проточности реки температура воды повышается довольно быстро, моллюски начинают нереститься на 2 недели раньше (рис. 6) по сравнению с особями этого же вида из другой попу іяции (тетеревской), приуроченной к более глубокому и более быстротечному (следовательно, менее прогреваемому) участку реки. Уже в середине апреля у 54% самок бондарцовской популяции наблюдается жаберная "беременность". В средине мая такие самки доминируют в популяции, однако их количество так и не достигает 100%, максимальное число "беременных" самок составляет всего лишь 86%. Затем количество "беременных" самок уменьшается, и в средине июля "беременность" регистрируется всего у 50% самок. Это, как мы полагаем, связано о быстрым и резким повышением температуры воды в реке, вследствие чего не все самки оказались готовыми к нересту. Второй пик жаберной "беременности" отмечается в конце июля. Количество "беременных" самок в популяции вновь возрастает (до 65%). Этот пик обусловлен скорее всего началом нереста тех моллюсков, которые не приняли участия в 1-м нересте, а также тех, у которых идет 2-я откладка яиц. К средине июня нерест заканчивается. Моллюски, начавшие нереститься раньше, заканчивают нерест также раньше. Однако крупные невыметанные ооциты обнаруживаются в их гонадах вплоть до февраля, так как резорбируются они крайне медленно.

Интересным, с нашей точки зрения, оказался и тот факт, что среди *U. r. rostratus* бондарцовской популяции 1,5% особей оказались гермафродитами. Гонады этих моллюсков были представлены нерегулярно чередующимися оранжево-желтыми женскими и бледно-желтыми мужскими ацинусами. Созревание половых продуктов в них шло синхронно.

Изученные нами виды перловицевых достигают половозрелости к началу 2-го года жизни, а к размножению приступают преимущественно в 2 — 3-летнем возрасте, что согласуется с опубликованными ранее

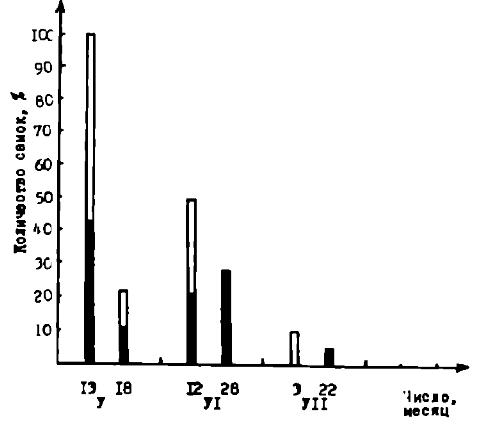


Рис. 5. Количество "беременных" самок в популяции *U. rostratus rostratus* (р. Тетерев, с. Тетеревка). Стадии развития глохидиев в жабрах: (обозначения как. на рис. 2)

Fig. 5. Number of "gravid" females in an *U. rostratus rostratus* population (river Teterev, village Teterevka). Glochidia development stages in gills as designated on fig. 2.

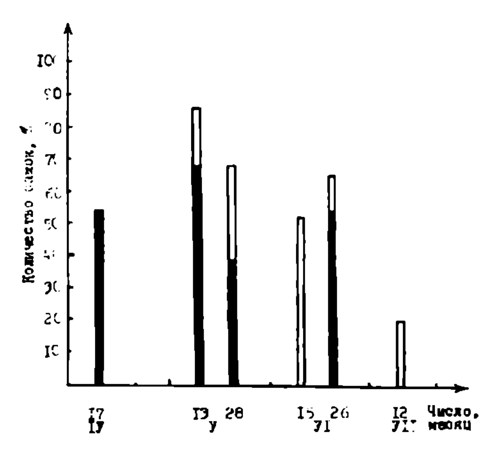


Рис. 6. Количество "беременных" самок в популяции *U. rostratus rostratus* (р. Тетерев, с. Бондарцы). Стадии развития глохидиевв жабрах: обозначения как на рис.2.

Fig. 6. Number of "gravid" females in an *U. rostratus rostratus* population (river Teterev, village Bondartsi). Glochidia development stages in gills as designated on fig. 2.

данными (Янович, Стадниченко, 1996).

Обсуждение. Общеизвестно, что на процессы репродукции моллюсков влияют различные абиотические факторы, в первую очередь, температура среды. Это подтверждается сравнением особенностей размножения видов рода *Unio* из двух биотопов, существенно различающихся особенностями температурного режима. Более раннее повышение температуры воды весной на хорошо прогреваемом участке р. Тетерев (с. Бондарцы) вызывает и более ранний нерест у моллюсков. Зависимость сроков начала и конца размножения, а также его интенсивности от температурного режима водоемов других природно-географических зон показана нами ранее (Янович, Стадиченко, 1996).

Д. П. Синявичене (1988), наблюдавшая большое количество крупных ооцитов в гонадах *U. tumidus* Philipsson (из названия видно, что автор имел дело со сборным видом), собранных в конце октября в оз. Дрингис (Литва), полагает, что эти клетки "консервируются" в гонадах и выметываются весной, что в корне противоречит как нашим наблюдениям, так и наблюдениям других авторов (Львов, Макарова, 1990). Круглогодичное гистологическое исследование гонад показало, что все не выметанные половые клетки резорбируются до начала нового гаметогенетического цикла. Это согласуется с данными по репродуктивному циклу *U. tumidus falcatulus* Drouet, 1881 и *C. ponderosum rumanicum* Bourguignat, 1880 (Янович, Стадниченко, 1996).

Установленные различия в протекании нулевой стадии в гонадах моллюсков подродов *Unio* и *Tumidusiana* являются дополнительным биологическим критерием их таксономического статуса.

До настоящего времени невыясненным остается вопрос — раздельнополы перловицевые или же они являются притерандрическими гермафродитами со сменой пола. Мы склоняемся к точке зрения тех исследователей (Жадин, 1952; Morton, 1958), которые полагают, что гермафродитизм реофильных перловицевых, вынужденно находящихся в водоемах замедленного водообмена, является приспособлением, позволяющим им поддерживать численность популяции на стабильном уровне, способствуя тем самым сохранению видов.

Жадин В. И. Фауна СССР. Моллюски семейства Unionidae. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. — 167 с.

Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. — 376 с.

Иванчик Г. С. Пресноводные моллюски Украинских Карпат: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Черновцы, 1967. — 22 с.

Иванчик Г. С. Распространение и темп роста униония в верховье бассейнов рек Днестр, Прут и Сирет // Моллюски и их роль в экосистемах. — Л.: Наука, 1963. — С. 56–57.

Иванчик Г. С. Интенсивность потребления кислорода унионидами в разном возрасте // Вопросы малакологии Сибири. — Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1969. — С. 19–21.

Иванчик Г. С. Материалы по размножению двустворчатых моллюсков (семейство унионид) в верхнем течении рек Днестр, Прут и Сирет // Фауна Молдавии и ее охрана. — Кишинев: Изд-во Кишинев. ун-та, 1970. — С. 57–59.

Львова А. А., Макарова Г. Е. Исследования репродуктивного цикла // Методы изучения двустворчатых моллюсков. — Л., 1990. — С. 101–120.

Синявичене Д. П. Особенности репродуктивного цикла перловицы Unio tumidus Philipsson (Bivalvia, Unionidae) оз. Дрингис // Acta hydrobiol. Lituanica. — 1988. — № 7. — С. 77–84.
Стадниченко А. П. Перлівницеві. Кулькові (Unionidae, Cycladidae). — К.: Наук. думка, 1964. — 384 с. – (Фауна України. Т. 29. Вип. 9).
Строганова Н. С. Особенности сперматогенеза у некоторых двустворчатых моллюсков (Unio, Anodonta, Mya) // Вестн. Моск. ун-та. — 1963. — С. 25–34.
Янович Л. Н., Стадниченко А. П. Репродуктивные циклы перловицевых Центрального Полесья // Вестн. зоологии. — 1996. — № 4–5. — С. 16–23.
Morton I. E. Molluscs, lectures in Zoology. Queen Mary College University of London. — London: Hutchinson Univ. Libr., 1958. — 232 p.

ОРНИТОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ

О гнездовании чеглока (*Falco subbuteo*) в Крыму. [Alpak B. A. On the Hobby (*Falco subbuteo*) Nesting in the Crimea.] — Гнездование чеглока в Крыму предполагали многие авторы (Костин Ю. В. Птицы Крыма. — М.: Наука, 1983; Молчанов Л. А. Список птиц Естественноисторического музея Таврического губернского земства (в г.Симферополе) // Мат. к познанию фауны и флоры Российск. имп. — 1906. — Вып. 7; Пузанов И. И. Предварительные итоги изучения фауны позвоночных Крымского заповедника // Сб. работ по изуч. фауны Крымского заповедника. — М., 1931). Эти утверждения не были подтверждены фактами, поэтому Ю. В. Костин (1983), учитывая поздние, растянутые сроки весеннего пролета и редкость встреч в репродуктивный период, в них усомнился. В 1989 и 1990 гг. мы наблюдали гнездящихся чеглоков в нескольких километрах от Алушты. Гнездо, по всей вероятности, было устроено на неприступной скале юго-восточного склона горы Бабуган, поэтому обследовать его нам не удалось. В 1989 г. птицы появились в районе гнездования 10.04. Через 7 дней мы видели их токовые полеты. Пара чеглоков летала у скал, имитируя нападения друг на друга. В апреле и в мае они активно охраняли свой гнездовой участок, атакуя всех пролетающих мимо хищных птиц, даже таких крупных, как черный гриф (*Aegypius monachus*) и белоголовый сип (*Gyps fulvus*), гнезда которых находились поблизости. Не было случая, чтобы эти птицы, пролетая мимо облюбованной чеглоками скалы, не подверглись нападению. Атаки не были имитацией, иногда были слышны звуки ударов. Гнездовой участок охраняла, в основном, одна птица. Только с 19.05 чеглоки стали появляться парой. 7.07.1989 г. в управление заповедника в Алуште принесли слетка чеглока с поломанным крылом, пойманного недалеко от места гнездования. Таким образом, мы имели возможность точно определить вид птицы и получить неоспоримое доказательство ее успешного гнездования. Слеток был передан в дендрозоопарк заповедника, где содержался в вольере некоторое время. В пользу нашего предположения о гнездовании чеглока в 1989 г. свидетельствует тот факт, что со времени появления птиц весной, до того, как к нам попал слеток, прошло 58 дней — необходимый срок для насиживания и выкармливания молодняка (Дементьев Г. П. Отряд хищные птицы // Птицы Советского Союза. Т. 1. — М.: Сов. наука, 1951.) В месте гнездования чеглоки регулярно отмечалось до 29.09, однако были это гнездящиеся или пролетные птицы, мы не знаем. 18.05 и 16.08.1990 г. мы также наблюдали здесь пару чеглоков, охраняющих гнездовой участок. 3.07.1992 г. пара чеглоков отмечена над Алуштой. В мае 1997 г. мы обследовали мето гнездования чеглоков, однако, птиц там не обнаружили. — **Б. А. Алпак** (Крымский природный заповедник, Алушта, Крым).